ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 38, 6, 2004

УДК 576.895.135

СИММЕТРИЯ ОРТОНЕКТИД И ДИЦИЕМИД

© Г. С. Слюсарев, Ю. Т. Верулашвили

Анализ плана строения ортонектид показывает, что свободноживущие половые особи имеют билатеральную симметрию, а паразитический плазмодий анаксонен. Всем червеобразным стадиям жизненного цикла дициемид свойственна более простая монаксонная гетерополярная симметрия, а их инфузориоформ билатерально-симметричен.

Дициемиды (Dicyemida (Van-Beneden, 1876) (=Rhombozoa)) и ортонектиды (Orthonectida (Giard, 1877)) — малоизученные группы морских паразитических беспозвоночных, объединяемые в один тип Mesozoa. Этот тип был установлен голландским зоологом Ван Бенеденом в 1876 г. для описанных к тому времени Dicyemida. Основанием для выделения нового типа послужила общая простота организации дициемид, которая не позволила отнести их к настоящим многоклеточным. Само название отражает представление о положении этой группы на филогенетическом древе. Вот что пишет об этом сам Ван Бенеден: «Mesozoa по своей организации значительно проще всех известных Metazoa и не обладают какими-либо дифференцированными органами и внутренними полостями. Их многоклеточность возвышает их над Protozoa, по моему мнению, им следует отвести промежуточное место и создать для них особый тип — Mesozoa» (перевод наш). Традиционно ортонектид и дициемид помещают в один тип. Начиная с Ван Бенедена (Van-Beneden, 1882), эту точку зрения с рядом оговорок поддерживают многие зоологи (Caullery, 1961; Иванов, 1983, и др.). Однако рядом авторов родство ортонектид и дициемид не признается или ставится под сомнение (Kozloff, 1990, 1992, и др.).

Вопрос о типе симметрии ортонектид и дициемид специально никем не рассматривался. Однако общеизвестно, что тип симметрии — один из базисных признаков, входящих в проморфологическую характеристику всех крупных таксонов животных (Беклемишев, 1964). В соответствии с существующими до сих пор представлениями о присущем Mesozoa типе симметрии некоторые исследователи (Westheide, Rieger, 1996; Ruppert et al., 2004) предположительно помещают эту группу межу анаксонными губками (Porifera) и радиально симметричными кишечнополостными (Coelenterata). В действительности же отсутствие корректного анализа симметрии ортонектид и дициемид не позволяет отнести их ни к Radiata, ни к Bilateria.

Настоящая работа представляет собой попытку определить тип симметрии ортонектид и дициемид, отталкиваясь от современных данных по их морфологии.

Симметрия Orthonectida. Жизненный цикл ортонектид включает смену двух поколений: паразитического плазмодия и свободноживущих половых особей (реже — гермафродитов). После копуляции половых особей в самке развивается личинка. Покинув материнский организм, личинки заражают новых животных-хозяев, в которых и преобразуются в плазмодии (Caullery, 1961; Kozloff, 1990; Slyusarev, 1994).

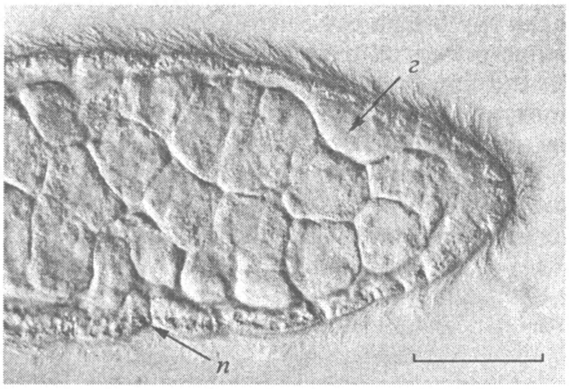
Плазмодии ортонектид разрастаются внутри тканей хозяина и не имеют определенной формы (Slyusarev, Miller, 1998). Только в особых, редких случаях, когда паразиты локализуются в целомической полости хозяина, они иногда принимают овальную или грушевидную форму. Плазмодии ортонектид должны быть охарактеризованы как анаксонные формы. У других многоклеточных паразитов формирование анаксонного тела у паразитических стадий встречается достаточно редко. Это характерно, например, для материнских спороцист некоторых трематод (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003) и паразитических раков Rhizocephala.

Мечников (Metschnikoff, 1881) полагал, что ортонектидам свойственна строгая радиальная симметрия, аналогичная симметрии Cnidaria. Он сравнивал свободноживущих самок и самцов ортонектид с планулами кишечнополостных. Однако необходимо подчеркнуть, что в то же время он сам отметил некоторые признаки билатеральной симметрии у самок *Rhopalura ophiocomae.*

Малахов (1990) на основании имеющихся у него только литературных данных определил симметрию свободноживущих самцов и самок ортонектид как монаксонную гетерополярную. Такой тип симметрии свойствен личинкам так называемых «низших многоклеточных» — губок и кишечнополостных.

По мнению Тайики (Tajika, 1979), наличие двух половых пор у самца *Ciliocincta akkeshiensis* должно говорить в пользу причисления ортонектид к билатерально симметричным животным. Однако, на наш взгляд, это утверждение слабо аргументировано и не подкреплено реальным фактическим материалом. Нельзя не отметить, что ряд авторов относит ортонектид либо к радиально-, либо к билатерально-симметричным животным вообще без каких-либо объяснений (Westheide, Rieger, 1996; Ruppert et al., 2004).

Имеющиеся в нашем распоряжении собственные данные и приводимые в литературе факты позволяют заново проанализировать особенности симметрии у ортонектид. Плавают самцы и самки, используя ресничную локомоцию, и во время движения вращаются вдоль передне-задней оси тела обычно против часовой стрелки (Atkins, 1933; Lang, 1954; Kozloff, 1990; Slyusarev, 1994). Передний конец у ортонектид определяется не только положением тела во время движения. В некоторых случаях он хорошо выражен морфологически. Так, у самца *Rh. ophicomae* передний конец расширен и заострен (Kozloff, 1992), а у самца *Rh. litoralis* (Штейн, 1953) передний конец сильно сужен, а задний сильно расширен. Нами у самок из рода *Intoshia* был обнаружен состоящий из 3 клеток рецептор, расположенный на переднем конце тела (Slyusarev, 1994). У всех изученных к настоящему времени ортонектид (и самцов, и самок) имеется генитальная пора (Kozloff, 1992; Slyusarev, 1994). У животных обоих полов она лежит в средней части тела или в той или иной мере сдвинута вперед. Такое положение генитальной поры в сочетании с дифференцировкой переднего и заднего концов тела, на наш взгляд, полностью исключает возможность трактовки симметрии половых особей ортонектид как радиальной и даже двулучевой. Последняя характерна для гребневиков (Ctenophora). Ее элементы встречаются и у некоторых Anthozoa.



Передний конец самки ортонектиды *Rhopalura philinae*, контраст Номарского. *г* — головной ганглий, *п* — половая пора. Масштабная линейка — 20 мкм.

The anterior end of orthonectid female *Rhopalura philinae*, Nomarski contrast.

Нами было исследовано строение мышечной системы у 3 видов самок ортонектид: *Rh. litoralis, I. linei*, *I. variabili*. Несмотря на существенные различия между ними, мышечная система этих видов имеет четко выраженную билатеральную симметрию (Slyusarev, Manylov, 2001). Мускулатура самцов рода *Intoshia* тоже имеет отчетливо выраженную билатеральную симметрию. Козлов (Kozloff, 1969) у самцов *Rh. ophiocomae* описывает 3 основных «сократимых ствола». Анализ приводимых им иллюстраций позволяет утверждать, что мышечная система этого вида также билатеральна. И только у самцов *Rh. litoralis* можно говорить о бирадиальной симметрии их мышечной системы.

Наиболее сложен вопрос о положении у ортонектид дорсальной и вентральной поверхностей тела. При ресничном способе движения, когда тело ортонектиды постоянно вращается вдоль продольной оси, четкой дифференциации спинной и брюшной поверхностей ожидать не приходится. Мы склонны считать, что сторона тела, на которой находится генитальная пора, должна рассматриваться как вентральная, а противоположная ей — как дорсальная. Основанием для этого служит ряд полученных нами данных. На стороне тела, противоположной той, на которой располагается генитальная пора, локализуется структура, которую мы предположительно рассматриваем как ганглий (см. рисунок). Среди Metazoa мы не знаем примеров, когда у билатерально-симметричных животных ганглий находился бы на брюшной стороне, а половое отверстие — на спинной. У некоторых турбеллярий половое отверстие может располагаться на спинной стороне, но при этом и головной ганглий всегда сохраняет свое дорсальное положение (Иванов, Мамкаев, 1973).

Данные молекулярной биологии по анализу 18S рибосомальной РНК *Rh. ophiocomae* хорошо согласуются с приведенными выше соображениями. Рядом авторов (Hanelt et al., 1996; Алешин и др., 1999, и др.) было показано, что по этому признаку ортонектиды ближе всего к Bilateria — Triploblastica, хотя и отстоят от них достаточно далеко. Как отмечают Алешин и др. (1999), ортонектидам присущи некоторые особенности структурного строения 18S рибосомальной РНК, которые никогда не встречаются у Coelenterata. Отметим, что при применении кладистического анализа с использованием данных по 18S рибосомальной РНК, ортонектиды могут выступать как сестринская группа по отношению к Bilateria. Все упомянутые выше факты позволяют определять симметрию свободноживущего полового поколения ортонектид как строго билатеральную.

Личинки ортонектид плохо изучены, тем не менее у них морфологически и функционально хорошо выражен передний конец тела. Он несет специализированные клетки, очевидно облегчающие проникновение личинки в хозяина. Это позволяет говорить о том, что личинки ортонектид имеют монаксонную гетерополярную симметрию.

Симметрия Dicyemida. Общий план строения, а следовательно, и симметрия червеобразных поколений дициемид (нематоген—основатель, первичные нематогены, вторичные нематогены и ромбогены) одинакова (Lapan, Morowitz, 1975; Малахов, 1990). Способность к ресничному движению дициемид позволяет легко идентифицировать у них передний и задний концы тела. Покровные клетки дициемид также четко обнаруживают передне-заднюю полярность. Так, калотта безошибочно маркирует передний конец тела. Многие авторы определяют симметрию червеобразных поколений как билатеральную (Беклемишев, 1964; Lapan, Morowitz, 1975; Малахов, 1990). Однако никаких структур, позволяющих четко и однозначно выделять стороны тела червеобразных поколений, нет. Никаких признаков выраженной билатеральной симметрии ни в расположении клеток каллоты, ни в расположении наружных ресничных клеток, ни в строении осевой клетки, на наш взгляд, обнаружить не удается. На основании приведенных выше данных можно считать, что все перечисленные фазы жизненного цикла дициемид имеют монаксонную гетерополярную симметрию.

Инфузориоформы дициемид несомненно билатерально-симметричные организмы (Lapan, Morowitz, 1975; Малахов, 1990). Данные молекулярной филогенетики показывают, что дициемиды занимают положение, близкое к Radiata. На филогенетических схемах они оказываются сестринской группой Radiata (Winnepenninckx et al., 1998; Zrzavy et al., 1998). По мнению Ното и Эндо (Noto, Endoh, 2003), дициемиды, возможно, происходят прямо от протистов, а именно — от инфузорий.

Изложенные выше факты позволяют сделать 2 заключения. Ортонектиды должны быть отнесены к Bilateria. Что же касается дициемид, то у них в жизненном цикле сочетаются фразы, характеризующиеся монаксонной гетерополярной симметрией (червеообразные поколения) и билатерально-симметричные инфузориоформы. На наш взгляд, это своеобразие организации дициемид не дает основания рассматривать их как упрощенных билатерий или видоизмененных радиат.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 03-04-63126 и 04-04-48214).

Список литературы

Алешин В. В., Владычевская Н. С., Кедрова О. С., Милютина И. А., Петров Н. Б. Вторичная структура шпильки 17 низшего многоклеточного животного Rhopalura ophiocomae (Mesozoa: Orthonectida) как пример «прерываемого равновесия» в эволюции 18S рибосомальной РНК // Молекулярная биология. 1999. Т. 33, вып. 2. С. 319—329.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука, 1964.

Иванов А. В. О систематическом положении Mesozoa // Эволюционная морфология беспозвоночных. Л.: Наука, 1983. С. 76—89.

Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. Ресничные черви (Turbellaria). Их происхождение и эволюция. Л.: Наука, 1973. 221 с.

Малахов В. В. Загадочные группы морских беспозвоночных. М.: МГУ, 1990. 145 с.

Штейн Г. А. Ортонектиды рода Rhopalura Giard некоторых моллюсков Баренцева моря // Уч. зап. Карело-Финского ун-та. 1953. Т. 5, вып. 3. С. 171—206.

Atkins D. Rhopalura granosa sp. nov., an orthonectid parasite of a lamellibranch Heteranomia squamula L., with a note on its swimming behaviour // Journ. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom. 1933. Vol. 19. P. 233—252.

Caullery M. Classe des Orthonectides (Orthonectida Giard, 1877) // Traite de Zoologie / Ed. by Grasse P.-P. Paris: Masson & Cie, 1961. P. 234—253.

Galaktionov K. V., Dobrovolskij A. A. The biology of Trematodes. An essay on biology, morphology, life cycles, transmissions, and evolution of digenetic Trematodes. Kluwer academic publishers. 2003. 592 p.

Hanelt B., Van Schyndel D., Adema C. M., Lewis L. A., Loker E. S. The phylogenetic position of Rhopalura ophiocomae (Orthonectida) based on 18S ribosomal DNA sequence analysis // Molec. Biol. Evol. 1996. Vol. 13. P. 1187—1191.

Kozloff E. N. Morphology of the orthonectid Rhopalura ophiocomae // Journ. Parasitol. 1969. Vol. 55. P. 171—195.

Kozloff E. N. Phyla Placozoa, Dicyemida and Orthonectida // Invertebrates. 1990. P. 267—287.

Kozloff E. N. The genera of the phylum Orthonectida // Cah. Biol. Mar. 1992. T. 33. P. 377—406.

Lang K. On a new orthonectid, Rhopalura philinae n. sp., found as a parasite in the opistobranch Philine scabra Müller // Ark. Zool. 1954. Vol. 6, N 36. P. 603—610.

Lapan E. A., Morowitz H. J. The dicyemid Mesozoa as an integrated system for morphological studies // Journ. Exper. Zool. 1975. Vol. 193. P. 147—159.

Metschnikoff I. Untersuchungen über Orthonectiden // Zeitschr. Wiss. Zool. 1881. Bd 35. S. 282—303.

Noto Tomoko, Endoh Hiroshi. Programmed DNA excision in the dicyemid mesozoans: Implication for genom down-sizing during early development // 4th European Congress of Protistology and 10th European Conference on Ciliate Biology / Program and abstracts. August 31—September 5, 2003. San Benedetto del Tronto (AP), Italy / Ed. by Cavallaro, Luporini. 2003. P. 43.

Ruppert E. E., Fox R. S., Barns R. D. Invertebrate zoology, a functional evolutionary approach. 7 edition. Thomson books, 2004. P. 63—267.

Slyusarev G. S. Fine structure of the female Intoshia variabili (Alexandrov et Sljusarev) (Mesozoa: Orthonectida) // Acta Zool. 1994. Vol. 75. P. 311—321.

Slyusarev G. S., Miller D. M. Fine structure of the mature plasmodium of Intoshia variabili (Orthonectida), a parasite of the platyhelminth Macrorhynchus crocea // Acta Zool. (Stocholm). 1998. Vol. 79, N 4. P. 319—327.

Slyusarev G. S., Manylov O. G. General morphology of the muscle system in the female orthonectid, Intoshia variabili (Orthonectida) // Cah. Biol. Mar. 2001. Vol. 42. P. 239—242.

Tajika K. I. A new species of the genus Ciliocincta Kozloff, 1965 (Mesozoa, Orthonectida) parasitic in a marine turbellarian from Hokkaido, Japan // Journ. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1979. Vol. 21. P. 383—395.

Van-Beneden E. Contribution a l'historie des Dicyemids // Arch. Biol. 1882. T. 34. P. 27—40.

Westheide W., Rieger R. M. Teil 1: Einzeller und Wirbellose Tiere. In Westheide W., Rieger R. M. Spezielle Zoologie. Stuttgart: G. Fischer, 1996. 909 p.

Winnepenninckx B. M. H., Van de Peer Y., Backeljau T. Metazoan relationships on the basis of 18S rRNA sequences: a few years later... // Amer. Zool. 1998. Vol. 38. P. 888—906.

Zrzavy J., Mihulka S., Kepka P., Bezdek A. Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence // Cladistics. 1998. Vol. 14. P. 249—285.

Санкт-Петербургский государственный университет

Поступила 16 VII 2004

SYMMETRY OF ORTHONECTIDS AND DICYEMIDS

G. S. Slyusarev, Yu. T. Verulashvili

Key words: Orthonectida, Dicyemida, symmetry.

SUMMARY

The analysis of the general structure of orthonectids shows that free-living sexual specimens are bilaterial, while the parasitic plasmodium is anaxonic. All worm-like stages in the life cycle of dicyemids are characterized by monaxonic heteropolar symmetry, while their infusorioform is bilaterial.